

DOI: 10.5846/stxb201903110458

陈贝贝, 匡文浓, 姜俊, 赵秀海, 何怀江. 长白山次生杨桦林优势更新幼苗空间分布及环境解释. 生态学报, 2021, 41(11): 4469-4475.

Chen B B, Kuang W N, Jiang J, Zhao X H, He H J. Spatial distribution of dominant regeneration seedlings and environmental interpretations of secondary poplar-birch forest in Changbai Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4469-4475.

## 长白山次生杨桦林优势更新幼苗空间分布及环境解释

陈贝贝<sup>1</sup>, 匡文浓<sup>1</sup>, 姜俊<sup>1</sup>, 赵秀海<sup>1,\*</sup>, 何怀江<sup>2</sup>

1 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

2 吉林省林业科学研究院, 长春 130013

**摘要:** 为了解长白山次生杨桦林中优势更新幼苗的空间分布及其与环境因子之间的关系, 以 5.2 hm<sup>2</sup> (200 m × 260 m) 固定样地更新幼苗的全面定位调查和环境因子调查本底数据为基础, 对样地内个体数量排序前 5 的优势更新幼苗进行分析。结果表明: 在中小距离尺度上, 水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) (0—90 m)、色木槭 (*Acer mono*) (0—60 m)、紫椴 (*Tilia amurensis*) (0—60 m、90—150 m) 和假色槭 (*Acer pseudo-sieboldianum*) (0—90 m) 更新幼苗的空间分布关系为显著正自相关, 呈聚集性分布; 群落水平上, 环境变量和空间变量对 5 种优势更新幼苗的空间分布变异解释能力为 61%, 其中, 纯粹空间变量的解释度为 56%, 而纯粹环境变量的解释度不足 1%; 种群水平上, 环境因子对更新幼苗的空间分布有一定影响, 其中, 水曲柳幼苗的空间分布与土壤有机质、土壤全钾和土壤水分显著相关, 色木槭幼苗的空间分布与土壤有机质和土壤全磷显著相关, 紫椴幼苗的空间分布与土壤全磷显著相关, 假色槭幼苗的空间分布与土壤水分显著相关; 簇毛槭 (*Acer barbinerve*) 幼苗的空间分布与环境因子未表现出显著的相关性。长白山次生杨桦林中优势更新幼苗多为聚集性分布, 环境因子对其分布有一定影响。

**关键词:** 长白山; 次生杨桦林; 更新幼苗; 空间分布; 环境解释

## Spatial distribution of dominant regeneration seedlings and environmental interpretations of secondary poplar-birch forest in Changbai Mountains, China

CHEN Beibei<sup>1</sup>, KUANG Wennong<sup>1</sup>, JIANG Jun<sup>1</sup>, ZHAO Xiuhai<sup>1,\*</sup>, HE Huaijiang<sup>2</sup>

1 Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry And Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences Changchun 130013, China

**Abstract:** This paper aimed to study the spatial pattern of main tree seedlings and its relationship with environment factors in a secondary poplar-birch forests in Changbai Mountains of northeastern China. All tree seedlings with DBH < 1 cm within a 5.2 hm<sup>2</sup> (200 m × 260 m) plot were mapped in 2008. The spatial pattern of 5 tree seedlings was investigated, and the relationship between spatial pattern of tree seedlings and environment factors was analyzed. The results indicated that on small scales, *Fraxinus mandshurica* (0—90 m), *Acer mono* (0—60 m), *Tilia amurensis* (0—60 m, 90—150 m), and *Acer pseudo-sieboldianum* (0—90 m) showed significantly spatial autocorrelation, that is, there was an aggregated pattern. The environmental variables and spatial variables showed strong interpretation on spatial variation of seedlings at the community level, with an explanatory power of 61%. Pure spatial variables exhibited strong interpretation power of 56% while pure environmental variables accounted only about 1%. The spatial pattern of *Fraxinus mandshurica* was significantly correlated with soil organic matter, soil moisture, and total K. The spatial pattern of *Acer mono* was significantly affected by

**基金项目:** 中央高校基本科研业务费专项资金 (2018ZY25); 国家重点研发计划重点专项项目 (2017YFC050400101); 吉林省科技发展计划项目 (20180519020JH)

收稿日期: 2019-03-11; 网络出版日期: 2021-04-06

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoxh@bjfu.edu.cn

soil moisture and total P. The spatial pattern of *Tilia amurensis* was significantly influenced by total P. The spatial pattern of *Acer pseudo-sieboldianum* was significantly affected by soil moisture. However, no environmental factor had significant effect on spatial variation of *Acer barbinerve*. Most of the main tree seedlings showed an aggregation pattern, and environmental factors had a certain influence on their distribution.

**Key Words:** Changbai Mountains; secondary poplar-birch forests; regeneration seedlings; spatial distribution; environmental interpretation

森林天然更新一直以来都是林学的一项重要研究内容<sup>[1]</sup>。森林群落内,更新在整个森林演替过程中发挥至关重要的作用,对未来林分的生长和发育具有决定性影响<sup>[2]</sup>。研究森林内物种的更新,有助于预测森林演替方向和进程,进而采取合理的森林经营管理方式<sup>[3-4]</sup>。

20 世纪初,长白山地区的阔叶红松林受大规模工业采伐而遭到比较严重的破坏,部分阔叶红松林逐渐被次生林所取代,而林下幼苗库则是次生林天然更新的主要方式之一。幼苗是植物生活史中最为脆弱的阶段,对环境变化较为敏感<sup>[5]</sup>。影响更新幼苗分布与存活的因素很多,主要分为生物因素和非生物因素两大类。生物因素包括植物自身属性、植物邻体、植食性动物等;非生物因素包括土壤养分、土壤湿度、矿物质含量、林下光环境等<sup>[5-6]</sup>。国内学者针对森林群落中更新幼苗的组成与分布<sup>[7-9]</sup>、短期动态<sup>[10-11]</sup>、幼苗存活与生境之间的相关性<sup>[12-17]</sup>等已经有了许多研究,但利用大面积定位调查,进行幼苗空间分布格局及其环境解释的研究还比较少见。

本研究通过对长白山次生杨桦林 5.2 hm<sup>2</sup>样地内更新幼苗全面定位调查,确定了样地内优势更新幼苗并分析了 5 种优势更新幼苗的空间分布格局,分析了土壤水分、土壤有机质、土壤 pH 值、土壤全氮、土壤全磷、土壤全钾和叶面积指数 7 个环境变量与幼苗空间分布的关系,旨在通过探讨上述问题,揭示更新幼苗空间分布和非生物环境因子之间的关系,为该区域森林物种多样性维持机制研究提供数据和理论支撑。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区域与样地概况

研究区位于吉林省安图县白河林业局光明林场(42°20'907" N、128°07'988" E),海拔 899 m。该区域属于受季风影响的温带大陆性山地气候,年均气温 3.3 °C,年降水量 600—900 mm。山地暗棕色森林土为该区域林下土壤的主要类型,土层平均厚度为 20—40 cm。研究区内没有明显的沟、山脊或谷地等特殊地形,地势平坦,坡度小于 5°,地形影响较小<sup>[18-21]</sup>。

2005 年 7 月,根据美国 CTFS 样地建设标准和操作规范,利用 TOPCON 全站仪在吉林省白河林业局光明林场次生杨桦林中建立 5.2 hm<sup>2</sup>(260 m × 200 m)的固定样地,挂牌并记录了样地内所有胸径(Diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm 的乔木个体的物种、胸径、树高、冠幅,生长状态等,并进行坐标定位,对该样地进行长期动态监测。样地内树种主要包括紫椴(*Tilia amurensis*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)、山杨(*Populus davidiana*)、色木槭(*A. mono*)、白桦(*Betula platyphyllaa*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、青楷槭(*A. egmentosum*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、春榆(*Ulmus japonica*)、红松(*Pinus koraiensis*)、假色槭(*A. pseudo-sieboldianum*)等。山杨和白桦胸高断面面积合计 34.86 m<sup>2</sup>,占样地树种总胸高断面面积的 27.2%。

### 1.2 数据调查

#### 1.2.1 幼苗调查

本研究定义样地中 DBH < 1 cm 的乔木个体为乔木树种幼苗,2008 年对次生杨桦林样地内所有乔木树种的幼苗进行定位调查,获得本底数据。将样地划分为 130 个 20 m × 20 m 的连续样方,记录各样方内幼苗个体

的树种名、坐标、苗高、更新方式(实生苗或萌生苗),并将幼苗个体在样方内的坐标转换成其在整个样地内的相对坐标位置。调查中,共发现幼苗 40917 株,其中,水曲柳、色木槭、簇毛槭、紫椴和假色槭为幼苗数量排名前 5 的乔木树种,个体数均超过 1000(表 1)。本研究主要对此 5 种优势更新幼苗的空间分布和环境解释进行分析。

表 1 优势更新幼苗数量组成

Table 1 Numeric composition of dominant regeneration seedling

| 树种<br>Species                   | 多度<br>Abundance | 相对多度<br>Relative<br>abundance/% | 树种<br>Species                       | 多度<br>Abundance | 相对多度<br>Relative<br>abundance/% |
|---------------------------------|-----------------|---------------------------------|-------------------------------------|-----------------|---------------------------------|
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | 28446           | 69.5                            | 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>           | 1287            | 3.2                             |
| 色木槭 <i>Acer mono</i>            | 4303            | 10.5                            | 假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i> | 1087            | 2.7                             |
| 簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>      | 2522            | 6.2                             |                                     |                 |                                 |

### 1.2.2 环境因子调查

本研究主要考虑非生物因素与更新幼苗空间分布的关系。环境因子主要调查土壤养分、土壤水分含量和光照条件。微地形在该研究区域内变化较小,故未做考虑。环境因子调查以 20 m×20 m 样方为单位,在每个样方内的表层土壤(0—20 cm)取土壤样品,参照《土壤农业化学分析方法》<sup>[22]</sup>的操作步骤,在实验室内分别测定土壤样品中全氮、全磷、全钾、有机质以及土壤 pH 值。利用手持土壤水分测定仪,在晴朗天气测定样地内每个样方的土壤水分含量。利用冠层分析仪(WinSCANOPY, Canada)及其配套软件计算每个样方中的林下光量子密度,并测算冠层结构指标叶面积指数(Leaf area index, LAI),以此来反映每个样方的光照状况:LAI 值越小,则该样方内光照越强,LAI 值越大,光照则越弱<sup>[23]</sup>。该样地内土壤水分、土壤 pH 值、土壤全氮、全磷含量、全钾含量和 LAI 具有显著的空间正自相关关系,呈聚集性分布,且距离级越小,环境因子的空间正自相关关系越显著。样地内土壤有机质未表现出明显的空间自相关关系,在空间上呈随机分布<sup>[24-25]</sup>。

### 1.3 数据分析

#### 1.3.1 幼苗空间分布

以长白山次生林样地内幼苗定位调查数据为基础,对数量排名前 5 的优势幼苗进行分析,利用局部 Moran's *I* 统计量来检验乔木树种幼苗的空间分布。

空间自相关系数 Moran's *I* 是一种检验变量局部空间相关性的统计量,计算公式如下:

$$I(d) = \left[ n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x}) \right] / \left[ \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} \right]$$

式中: $x_i$ 和 $x_j$ 分别为幼苗 $x$ 在配对空间单元 $i$ 和 $j$ 上的个体数; $\bar{x}$ 为该种群在 $n$ 个空间单元上的个体数的平均值; $W_{ij}$ 为根据空间单元 $i$ 和 $j$ 的相对位置计算的二元相邻权重,当空间单元 $i$ 和 $j$ 相连接时, $W_{ij}=1$ ,当空间单元 $i$ 和 $j$ 不相连接时, $W_{ij}=0$ 。

本研究将样点间最大空间距离(300 m)均分为 10 段,分别计算样地内 5 种优势幼苗在 10 个距离级上的 Moran's *I* ( $d=1, 2, \dots, 10$ ) 值, $d=1$  代表距离尺度为 0—30 m, $d=2$  代表距离尺度为 30—60 m,以此类推。Moran's *I* 值一般在 1—-1,其值为 0 时,表示幼苗在空间分布上没有表现出自相关关系;当 Moran's *I* 值接近于 1 或 -1,则表示幼苗在空间分布上表现出较强的自相关关系。显著正自相关关系表明幼苗呈聚集分布,显著负自相关关系表示幼苗呈均匀分布<sup>[23-26]</sup>。

#### 1.3.2 环境解释

用环境因子和空间关系对幼苗个体数量矩阵进行方差分解时,其方差一般被分割为 4 个部分:纯粹环境因子作用部分、纯粹空间因子作用部分、环境因子和空间因子共同作用部分以及环境因子和空间因子不能解释的部分。

将每个 20 m×20 m 样方中幼苗的个体数定义为反应矩阵  $Y$ ,由土壤水分、土壤有机质、土壤 pH 值、土壤全

氮、土壤全磷、土壤全钾和 LAI 构成环境矩阵  $X$ , 相邻矩阵主坐标作为空间矩阵  $W$ 。利用向前选择法分析环境因子与幼苗空间分布的关系, 通过 999 次随机置换删除冗余变量, 选择出最佳环境变量及空间变量组合。使用选定的环境变量和空间变量, 通过 RDA 方法分解反应变量的方差。利用  $R^2$  值估计各分解部分的解释度<sup>[27]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 优势幼苗的空间分布

样地内个体数量排名前 5 的优势幼苗的空间分布自相关关系如表 2 所示。中小距离尺度上, 水曲柳 ( $d=1, 2, 3$ )、色木槭 ( $d=1, 2$ )、紫椴 ( $d=1, 2, 4, 5$ ) 和假色槭 ( $d=1, 2, 3$ ) 的幼苗均表现出显著的空间正自相关关系, 即这 4 种幼苗在空间上呈聚集性分布。簇毛槭幼苗在空间分布上则没有表现出显著的自相关关系 ( $P > 0.05$ ), 故其幼苗在空间分布上未形成明显的空间格局。

表 2 幼苗的空间自相关分析

Table 2 Spatial autocorrelation analysis of tree seedlings

| 树种<br>Species                          | 滞后距离级 Lag orders |           |          |          |         |        |        |        |        |        |
|--|------------------|-----------|----------|----------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|
|  | 1                | 2         | 3        | 4        | 5       | 6      | 7      | 8      | 9      | 10     |
| 水曲柳<br><i>Fraxinus mandshurica</i>     | 0.742 ***        | 0.471 *** | 0.243 ** | 0.058    | 0.015   | -0.013 | -0.017 | -0.078 | -0.097 | -0.107 |
| 色木槭 <i>Acer mono</i>                   | 0.552 ***        | 0.195 *   | 0.033    | 0.139    | 0.074   | 0.042  | 0.079  | 0.069  | 0.026  | -0.014 |
| 簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>             | 0.002            | -0.139    | 0.162    | 0.021    | -0.059  | -0.031 | -0.061 | -0.042 | -0.031 | 0.033  |
| 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>              | 0.538 ***        | 0.271 **  | 0.117    | 0.270 ** | 0.169 * | 0.072  | -0.038 | -0.095 | -0.102 | -0.104 |
| 假色槭<br><i>Acer pseudo-sieboldianum</i> | 0.479 ***        | 0.509 *** | 0.258 ** | 0.046    | 0.025   | 0.052  | 0.047  | -0.032 | -0.004 | -0.085 |

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$

### 2.2 群落水平幼苗空间分布的环境解释

群落水平上, 环境变量和空间变量可以解释幼苗 61% 的空间分布变异 (图 1), 对样地内优势幼苗的空间分布有较强的解释能力。其中, 纯粹环境变量对幼苗在群落水平的空间分布变异的解释能力不足 1%, 解释能力较差; 纯粹空间变量的解释度约为 56%, 说明幼苗在群落水平上存在一定的固有空间结构。环境变量与空间变量的交互作用部分, 对幼苗空间分布变异的解释度为 5%, 说明自身具有一定空间结构的环境因子对幼苗在群落水平上的空间分布有一定影响。

解释性环境因子的筛选结果 (表 3) 显示, 土壤全氮、土壤有机质、LAI 和土壤全磷达到显著性水平 ( $P < 0.05$ ), 被筛选成为解释性环境因子。土壤 pH 值、土壤湿度和土壤全钾没有达到显著性水平 ( $P > 0.05$ ) 而被剔除。

### 2.3 种群水平幼苗空间分布的环境解释

为了解个体数量排名前 5 的各优势更新幼苗空间分布与环境因子之间的关系, 对各幼苗空间分布与环境因子之间的相关性进行分析。由表 4 可以看出, 水曲柳

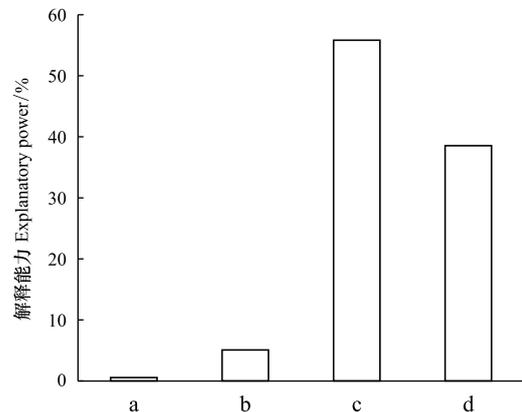


图 1 环境变量及空间变量对优势幼苗空间分布变异的解释能力

Fig. 1 Partitioning the variation of community structure with respect to environmental and spatial explanatory variables

a: 环境变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by environment alone; b: 环境变量与空间变量共同解释的部分 Variation can be interpreted by environment and space in common; c: 空间变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by space alone; d: 无法解释的部分 Unexplained variation

幼苗的空间分布与土壤水分、土壤有机质、土壤全钾呈显著相关,色木槭幼苗的空间分布与土壤有机质和土壤全磷呈显著相关,紫椴幼苗的空间分布与土壤全磷呈显著相关,假色槭幼苗的空间分布与土壤水分呈显著相关,而各优势幼苗的空间分布与土壤 pH、土壤全氮和 LAI 之间则没有表现出明显的相关性。

表 3 环境变量解释能力列表

Table 3 Environmental variables listed in the order of their explanatory power

| 变量 Variables              | $R^2$ | $R^2$ Cum | $F$    | $P$   |
|---------------------------|-------|-----------|--------|-------|
| 土壤全氮 Total N              | 0.091 | 0.091     | 10.178 | 0.001 |
| 土壤有机质 Soil organic matter | 0.027 | 0.144     | 3.124  | 0.040 |
| 叶面积指数 LAI                 | 0.025 | 0.169     | 2.987  | 0.044 |
| 土壤全磷 Total P              | 0.027 | 0.118     | 3.089  | 0.048 |
| 土壤 pH Soil pH             | 0.019 | 0.189     | 2.299  | 0.098 |
| 土壤湿度 Soil moisture        | 0.016 | 0.205     | 2.012  | 0.139 |
| 土壤全钾 Total K              | 0.013 | 0.218     | 1.564  | 0.207 |

$R^2$ : 选定环境变量的  $R^2$  值 The  $R^2$  value of the environment variables;  $R^2$  Cum: 选定环境变量  $R^2$  累计值 The  $R^2$  cumulative value of the environment variables.

表 4 幼苗空间分布与环境因子的相关性

Table 4 Correlation between distribution of tree seedlings and environmental variables

| 树种 Species                          | 土壤水分 Soil moisture | 土壤有机质 Soil organic matter | 土壤 pH Soil pH | 土壤全氮 Total N | 土壤全磷 Total P | 土壤全钾 Total K | 叶面积指数 LAI |
|-------------------------------------|--------------------|---------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|-----------|
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>     | 0.013 *            | 0.034 *                   | 0.002         | 0.002        | 0.001        | 0.063 **     | 0.003     |
| 色木槭 <i>Acer mono</i>                | 0.003              | 0.049 *                   | 0.009         | 0.010        | 0.077 **     | 0.014        | 0.001     |
| 簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>          | 0.005              | 0.025                     | 0.008         | 0.008        | 0.010        | 0.017        | 0.006     |
| 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>           | 0.004              | 0.010                     | 0.006         | 0.006        | 0.049 *      | 0.016        | 0.006     |
| 假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i> | 0.058 *            | 0.012                     | 0.005         | 0.002        | 0.022        | 0.004        | 0.004     |

利用方差分解,进一步分析幼苗空间分布的环境解释。结果显示:水曲柳幼苗空间分布的环境因子解释能力较强,土壤水分、土壤有机质和土壤全钾共同解释了水曲柳幼苗 25.5% (环境变量单独解释的部分+环境变量与空间变量共同解释的部分)的空间分布变异;土壤有机质和土壤全磷对色木槭幼苗空间分布的解释度为 5.8%;土壤全磷对紫椴幼苗空间分布的解释度为 9.4%;土壤水分对假色槭幼苗空间分布的解释度为 6.2% (表 5)。

表 5 幼苗空间分布的方差分解

Table 5 Partition the variation of spatial abundance pattern of tree seedlings

| 树种 Species                          | 方差分解 Variance decomposition |       |       |       |
|-------------------------------------|-----------------------------|-------|-------|-------|
|                                     | a                           | b     | c     | d     |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>     | 0.138                       | 0.117 | 0.066 | 0.679 |
| 色木槭 <i>Acer mono</i>                | 0.004                       | 0.054 | 0.291 | 0.651 |
| 簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>          | -                           | -     | -     | -     |
| 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>           | 0.025                       | 0.037 | 0.532 | 0.407 |
| 假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i> | 0.016                       | 0.078 | 0.346 | 0.561 |

a: 环境变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by environment alone; b: 环境变量与空间变量共同解释的部分 Variation can be interpreted by environment and space in common; c: 空间变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by space alone; d: 无法解释的部分 Unexplained variation

### 3 讨论

空间自相关关系分析结果表明,次生杨桦林样地内个体数量排名前 5 的优势更新幼苗中,水曲柳、色木

槭、紫椴和假色槭的幼苗在中小尺度上呈聚集性分布。前人对该研究区内乔木树种的空间分布格局进行了大量研究,认为长白山地区的森林群落中,大多数树种呈现聚集性分布<sup>[19-20,28-30]</sup>。这意味着森林群落内更新幼苗在空间分布格局上和大树保持了一致性。生物因素和非生物因素是影响更新幼苗空间分布的两大类因素。前人的研究发现更新幼苗的聚集性空间分布受种子扩散限制影响<sup>[31-32]</sup>。本研究关注了土壤水分、土壤养分、林下光环境等非生物因素对更新幼苗的空间分布影响,结果在一定程度上证明了生境过滤可能影响着更新幼苗的空间分布,同样的生境偏好使得更新幼苗呈现聚集性分布。

群落水平上,环境变量和空间变量对样地内优势更新幼苗的空间分布变异的解释度约为 61%,其中纯粹环境变量的解释度不足 1%,纯粹空间变量的解释度则接近 56%。种群水平上,特定的环境因子对水曲柳、色木槭、紫椴和假色槭幼苗的空间分布有显著影响但解释能力均未超过 10%。同时,纯粹空间变量对其空间分布的解释能力均较强,这说明存在一些独立于环境因子之外的空间因子对幼苗种群空间分布的形成产生了影响。一般来说,这部分空间变量被认为是生物性机制或历史事件<sup>[24,33]</sup>。本研究样地起源于长白山阔叶红松林的采伐迹地,样地内幼苗的空间分布有相当一部分未能由空间因子和环境因子解释,可能是人类活动以及其他一些干扰事件产生对林分产生了较大影响<sup>[24,33]</sup>。

土壤水分、土壤有机质和土壤全钾共同解释了水曲柳幼苗 25.5%的空间分布变异。张春雨等<sup>[24-25]</sup>对长白山针阔混交林种群结构及环境解释研究发现,长白山森林群落内水曲柳幼苗和幼树的空间分布与土壤水分密切相关。本研究也发现水曲柳幼苗的空间分布受土壤水分的显著影响。刘帅等研究认为更新幼苗对土壤可利用元素依赖性较强,与土壤养分条件相联系的生境偏好影响幼苗的建立<sup>[11]</sup>。本研究发现土壤有机质和土壤全钾显著影响水曲柳幼苗空间分布,从侧面也说明了这一点。森林内光照条件是林下幼苗存活的关键性影响因子<sup>[34-35]</sup>。但本研究中,水曲柳幼苗的分布与光照环境未表现出显著的相关性。韩有志等<sup>[23]</sup>关于林分光照空间异质性的影响研究也发现,森林内光照条件对水曲柳幼苗的建立不产生直接影响,而是通过影响水曲柳种子的萌发速度和幼苗的存活来影响林下水曲柳幼苗的数量和分布。这可能是由于林下光照条件基本能够满足更新幼苗生长,光照条件可能并非制约幼苗密度格局的主导因素。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Queenborough S A, Burslem D F R P, Garwood N C, Valencia R. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 2007, 88(9): 2248-2258.
- [ 2 ] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性. *应用生态学报*, 2002, 13(5): 615-619.
- [ 3 ] Christie D A, Armesto J J. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 2003, 91(5): 776-784.
- [ 4 ] Muller-Landau H C, Wright S J, Calderón O, Condit R, Hubbell S P. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2008, 96(4): 653-667.
- [ 5 ] Clark D A, Clark D B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist*, 1984, 124(6): 769-788.
- [ 6 ] Lieberman M, Lieberman D, Peralta R, Hartshorn G S. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1995, 11(2): 161-178.
- [ 7 ] 巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪, 曹敏. 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征. *生物多样性*, 2011, 19(2): 151-157.
- [ 8 ] 宾粤, 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练据愉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地幼苗的分布. *生物多样性*, 2011, 19(2): 127-133.
- [ 9 ] 宗国, 白雪娇, 张淑媛, 蔡军奇. 辽东山区次生林乔木幼苗分布格局与种间空间关联性. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 18-24.
- [ 10 ] 张健, 李步杭, 白雪娇, 原作强, 王绪高, 叶吉, 郝占庆. 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态. *生物多样性*, 2009, 17(4): 385-396.
- [ 11 ] 刘帅, 肖翠, 王均伟, 侯嫚嫚, 廖嘉星, 范秀华. 长白山阔叶红松林乔木幼苗年际动态及影响因素. *北京林业大学学报*, 2016, 38(11): 57-66.
- [ 12 ] 肖翠, 刘帅, 黄珍, 樊莹, 王均伟, 赵秀海, 唐景毅. 长白山阔叶红松林中影响乔木幼苗存活的关键因素. *生态学报*, 2015, 35(19): 6557-6565.

- [13] 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 王战, 戴洪才, 李昕. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究. 生态学报, 2001, 21(9): 1413-1420.
- [14] 李晓亮, 王洪, 郑征, 林露湘, 邓晓保, 曹敏. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存. 植物生态学报, 2009, 33(4): 658-671.
- [15] 施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 赵文娟, 吴友贵, 丁炳扬. 亚热带中山常绿阔叶林木本植物幼苗数量动态及其与生境的相关性. 生态学报, 2014, 34(22): 6510-6518.
- [16] Chen L, Mi X C, Comita L S, Zhang L W, Ren H B, Ma K P. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 2010, 13(6): 695-704.
- [17] Bai X J, Queenborough S A, Wang X G, Zhang J, Li B H, Yuan Z Q, Xing D L, Lin F, Ye J, Hao Z Q. Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 2012, 170(3): 755-765.
- [18] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1090-1100.
- [19] 倪瑞强, 唐景毅, 程艳霞, 张春雨, 陈贝贝, 何怀江, 夏富才. 长白山云冷杉林主要树种空间分布及其关联性. 北京林业大学学报, 2013, 35(6): 28-35.
- [20] 黄珍, 唐景毅, 柳静臣, 陈贝贝, 樊莹, 程艳霞. 长白山天然更新红松幼树光合与光谱特性的季节动态. 应用与环境生物学报, 2014, 20(3): 455-461.
- [21] 徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 周光. 长白山阔叶红松林树种种群动态的长期监测. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3159-3166.
- [22] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1999.
- [23] 韩有志, 王政权, 谷加存. 林分光照空间异质性的水曲柳更新的影响. 植物生态学报, 2004, 28(4): 468-475.
- [24] 张春雨, 赵秀海, 夏富才. 长白山次生林树种空间分布及环境解释. 林业科学, 2008, 44(8): 1-8.
- [25] 张春雨. 长白山针阔混交林种群结构及环境解释[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [26] 王均伟. 长白山阔叶红松林主要树种空间格局及环境解释[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [27] Peres-Neto P R, Legendre P, Dray S, Borcard D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 2006, 87(10): 2614-2625.
- [28] 常新华, 赵秀海, 曾凡勇, 张春雨. 长白山针阔混交林主要树种空间分布及其环境解释. 北京林业大学学报, 2009, 31(1): 7-12.
- [29] 陈列, 赵秀海, 张贇. 长白山北坡椴树红松林空间分布及其空间关联. 北京林业大学学报, 2009, 31(3): 6-10.
- [30] 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 刘万德, 金哲峰. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2013-2018.
- [31] 孟令君, 姚杰, 秦江环, 范春雨, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林乔木幼苗组成及其密度格局影响因素. 植物生态学报, 2018, 42(6): 653-662.
- [32] 闫琰. 吉林蛟河针阔混交林种子扩散和幼苗更新研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [33] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, 73(3): 1045-1055.
- [34] Lin F, Comita L S, Wang X G, Bai X J, Yuan Z Q, Xing D L, Hao Z Q. The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 2014, 215(8): 795-807.
- [35] 王传华, 李俊清, 陈芳清, 杨莹. 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子. 植物生态学报, 2011, 35(2): 187-194.